

Aus dem Zoologischen Institut der Universität München

Untersuchungen über Geschlechtsbestimmungs- mechanismen bei Copepoden

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde
der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Ludwig-Maximilians-Universität
zu München

vorgelegt von

Maria-Elisabeth R~~ü~~sch

aus

Mannheim

Februar 1960

2

1. Berichterstatter: Frau Privatdozentin Dr. M. von Dehn
2. Berichterstatter: Professor Dr. H. Autrum

Tag der mündlichen Prüfung: 24. Februar 1960



Sonderdruck aus

Chromosoma (Berl.) 11, 419—432 (1960)

Springer-Verlag, Berlin-Göttingen-Heidelberg

Aus dem Zoologischen Institut der Universität München
(Vorstand: Prof. Dr. H. AUTRUM)

UNTERSUCHUNGEN ÜBER GESCHLECHTSBESTIMMUNGS- MECHANISMEN BEI COPEPODEN

Von

MARIA-ELISABETH RÜSCH

Mit 15 Textabbildungen

(Eingegangen am 23. April 1960)

I. Einleitung

Unter den Wirbellosen sind Geschlechtschromosomen verbunden mit weiblicher Heterogametrie außer bei Lepidopteren von einigen Crustaceen bekannt geworden. Speziell von den Süßwasser-Cyclopiden, einer Familie der Copepoden, bei denen es sich um besonders klare und übersichtliche Chromosomenverhältnisse handelt, berichten schon ältere Autoren (BRAUN 1909, MATSCHECK 1910, AMMA 1911) über ungerade Chromosomenzahlen im weiblichen Geschlecht. Da jene Autoren jedoch ihr Augenmerk auf andere Probleme gerichtet hatten wie z. B. die Bedeutung des primären und sekundären Längsspalt und der „Querkerbe“ der Metaphasechromosomen und außerdem eine Untersuchung der Spermatogenese der betreffenden Tiere unterblieb, wurde die Wichtigkeit dieser „Heterochromosomen“ nicht erkannt.

Erst 1954 griff BEERMANN diese Frage wieder auf und konnte durch Untersuchungen der Oo- und Spermatogenese erstmals an einem Cyclopiden, *Ectocyclops strenzkei* HERBST, einen einwandfreien Fall von weiblicher Heterogametrie vom X-O-Typ feststellen. 1957 erschien eine Arbeit von METZLER: „Über die Beeinflußbarkeit des Geschlechtsverhältnisses von *Cyclops viridis* JURINE durch Außenfaktoren“. Entgegen den Angaben von TAKEDA und EGAMI, die beide bei dem marinen Copepoden *Tigriopus japonicus* MORI experimentell phänotypische Geschlechtsbestimmung nachgewiesen haben, fand METZLER, daß das Geschlecht von *Cyclops viridis* mit der Eiablage fixiert ist. Das Geschlechtsverhältnis der Nachkommen konnte nur durch Behandlung der Weibchen verändert werden. Aus diesen ihren Ergebnissen schloß METZLER bei *Cyclops viridis* auf genotypische Geschlechtsbestimmung mit weiblicher Heterogametrie.

Meine Aufgabe war es nun, die Cytologie des Geschlechtsbestimmungsmechanismus von *Megacyclops viridis* JURINE und einigen anderen Cyclopiden zu untersuchen. Von den unten aufgeführten

Copepoden liegen mit Ausnahme von *Megacyclops viridis* keine Angaben über experimentelle Beeinflussung des Geschlechtsverhältnisses vor.

Frau Privatdozentin Dr. M. VON DEHN möchte ich für die Anregung zu dieser Arbeit sowie für ihre stete Hilfe sehr herzlich danken. Herrn Professor Dr. K. VON FRISCH und Herrn Professor Dr. H. AUTRUM danke ich für die Überlassung eines Arbeitsplatzes im Zoologischen Institut München.

II. Material und Methode

Megacyclops viridis fand ich in den Becken des Münchner Instituts Gartens; daneben wurde die gleiche Art aus dem Botanischen Garten in Bonn und aus einem größeren Teich bei Vorst/Rhld. zu Untersuchungen herangezogen.

*Acanthocyclops robustus*¹ konnte ich mir aus einem Altwasser der Isar nahe Baierbrunn im Isartal beschaffen.

*Acanthocyclops vernalis*¹, den ich in der Münchner Umgebung vergeblich suchte, stammt aus kleinen Almtümpeln bei Lunz am See in Niederösterreich.

Macrocyclus fuscus wurde in einer kleinen Wasserlache links der Isar unterhalb von Höllriegelskreuth im Isartal sowie in einem Weiher bei Wessobrunn (Obb.) gefunden.

Eucyclops serrulatus stammte ebenfalls aus den Wasserbecken des Zoologischen Instituts und aus dem Ismanninger Teichgebiet nördlich von München.

Alle genannten Arten ließen sich ohne Schwierigkeiten im Laboratorium züchten; als Futter diente angefaulter Kopfsalat. Die weiblichen Tiere wurden während der Eiablage beobachtet, so daß die Fixierung entweder zu Beginn derselben, wenn noch die meisten Eier in den Ovidukten lagen, oder in beliebigen Abständen danach erfolgen konnte. Die besten Resultate erzielte ich mit einer einstündigen Fixierung in Bouin modifiziert nach Krallinger. Die 10 μ dicken Schnitte wurde nach Feulgen gefärbt. Von den Hoden wurden ausnahmslos in Karminessigsäure angefärbte Quetschpräparate hergestellt. Nach Feulgen gefärbte Hodenschnittpräparate ergaben keine brauchbaren Bilder, da die dichte Lagerung der Chromosomen in den Spermatozyten I und II keine exakten Zahlenangaben erlaubte.

III. Eigene Untersuchungen

1. *Megacyclops viridis* JURINE

Diese Art besitzt in beiden Geschlechtern eine diploide Chromosomenzahl von 12. Ebenso wie BRAUN (1909) fand ich die von HÄCKER (1902) während der Oogenese beobachteten „Mikrochromosomen“ nicht.

An Hand von Karminessigsäure-Quetschpräparaten wurde der zeitliche Ablauf der Reifeteilungen im Ei festgestellt; es ergab sich jedoch hierbei nichts Neues für die Cyclopiden, so daß nur das Wichtigste erwähnt werden soll: Die Eier kommen während der Prometaphase I zur Ablage, gleichzeitig findet die Besamung statt. Der Spermienkern bleibt während der Reifeteilungen an der Peripherie des Eies liegen; der Eikern wandert während der Eiablage ebenfalls an die Eioberfläche und zwar derart, daß die später nach außen abgegebenen Richtungkörper stets ins Innere des Eisäckchens und nicht zwischen Ei und

¹ Herrn Dr. F. KIEFER und Herrn Professor Dr. V. BREHM möchte ich für die Bestimmung dieses Materials vielmals danken.

Eisäckchenwand zu liegen kommen. Die Chromosomen stellen sich unterdessen in die Metaphasespindel I ein. Bei einer Temperatur von 18° C beginnt etwa 2—3 min nach der Eiablage die Metakinese. Die erste Reifeteilungsspindel ist stark gedrunken und tonnenförmig. Nach einer rasch ablaufenden Anaphase I etwa 10 min nach der Eiablage schnürt sich der erste Richtungskörper ab. Ohne eigentliche Telophase beginnt nach weiteren 5 min die Metaphase II. Die Spindel der Anaphase II (20—25 min nach der Ablage der Eier) ist bedeutend schlanker und höher als die der ersten Reifeteilung. 5—10 min später wird der zweite Richtungskörper ebenfalls nach außen abgestoßen. Die Kernverschmelzung erfolgt etwa 45 min nach Bildung der Eisäckchen.

Kurz bevor die Eier die Ovidukte verlassen, um in die Eisäckchen überzutreten, d. h. kurz vor der Befruchtung, liegen sich in den Eikernen die homologen Chromosomen in der für die Cyclopiden typischen, schon von HÄCKER beschriebenen „biseriellen Anordnung“ gegenüber. Die Homologen nehmen hierbei eine Parallelstellung ein, so daß der Abstand zwischen ihnen jeweils das 1—1,5fache der eigenen Breite beträgt. Wie lange vor der Eiablage diese Stellung von den Chromosomen eingenommen wird, konnte nicht festgestellt werden, da sich an den reifenden Eiern keinerlei Markierung beobachten ließ, die eine genaue Zeitangabe für die spätere Ablage zugelassen hätte. Diese Distanzkonjugationen der beiden Chromosomensätze ist für einen Vergleich der Homologen nach Größe und Form bei *Megacyclops viridis* wie auch den übrigen hier untersuchten Cyclopiden besonders günstig.

Das Weibchen von *M. viridis* besitzt 6 Bivalente (Abb. 1, 2), unter denen sich zu dieser Zeit neben den 5 Autosomenpaaren, die sich in Länge und Breite sehr ähneln, ein oft zentralgelegenes (Abb. 1) Heterochromosomenpaar zu erkennen gibt. Es besteht aus einem kürzeren, ungleichschenkeligen X-Chromosom und dem deutlich längeren, ungleichschenkeligen, oft abgewinkelt erscheinenden Y-Chromosom.

Nachdem sich die Chromosomen bald nach der Eiablage unter weiterer Kontraktion in die Metaphase-I-Spindel eingeordnet haben, tritt der Größenunterschied zwischen X- und Y-Chromosomen kaum noch hervor; und während der ersten Reifeteilung unterscheiden sich die beiden Heterochromosomen in ihrem Verhalten nicht von den 10 Autosomen.

Erst in der Metaphase II zeigt es sich, daß die erste Reifeteilung für die Heterochromosomen die Reduktionsteilung war; in den Eisäckchen befinden sich nunmehr zwei Sorten von Oocyten II: Solche mit Metaphasen, aus denen die männchenbestimmenden Pronuclei hervorgehen, enthalten 6 annähernd gleichgroße Chromosomen und zwar 5 Autosomen und ein X, wobei letzteres zwischen den Autosomen nicht identifizierbar ist (Abb. 3a); die Oocyten II, aus denen die weibchenbestimmenden

Pronuclei hervorgehen, besitzen dagegen 5 Autosomen und das deutlich längere, in einigen Fällen S-förmige, gebogene Y-Chromosom (Abb. 3 b).

Das Zahlenverhältnis dieser beiden nach der ersten Reifeteilung im Eisäckchen liegenden Tochterplattensorten konnte experimentell beeinflußt werden. Je nach den Umweltsbedingungen, unter welchen die

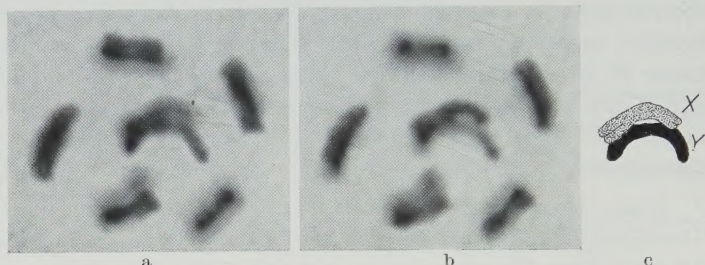


Abb. 1a—c. *Megacyclops viridis*, Prometaphase eines Eies im Ovidukt kurz vor der Eiablage, zentralgelegen das X-Y-Bivalent. a eingestellt auf Y, b auf X, c X-Y herausgezeichnet¹



Abb. 2. *Megacyclops viridis*, Prometaphase eines Eies im Ovidukt kurz vor der Eiablage

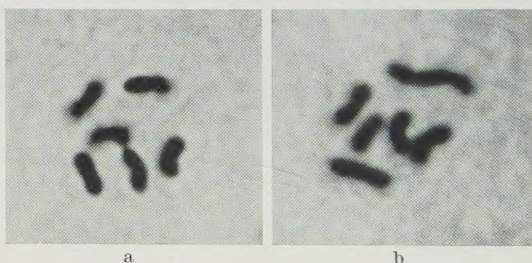


Abb. 3 a u. b. *Megacyclops viridis*, Metaphasen II. a aus einer männchenbestimmenden 2. Oocyte. b aus einer weibchenbestimmenden 2. Oocyte

Eier zur Ablage kamen, ließ es sich zugunsten der männchen- oder der weibchenbestimmenden Chromosomensätze verschieben.

Es wurden 25 reife Weibchen während der Eiablage bei 18° C gehalten und ihre Eisäckchen zur Zeit der Metaphase II, 15 min nach der Eiablage, fixiert. Von den 247 ausgezählten einwandfreien Tochterplatten waren

110 = 44,5% ♂♂ best. und 137 = 55,5% ♀♀ best. (siehe Tabelle 1a).

¹ Alle Abbildungen sind bei 2500facher Vergrößerung reproduziert worden.

Weitere 25 Weibchen legten ihre Eier bei 23° C ab und wurden möglichst kurz — maximal 6 Std — vor der Ablage 5 min lang mit UV-Licht¹ bestrahlt; auch hier wurden die Eisäckchen während der Metaphase II fixiert. Von den 228 ausgezählten einwandfreien Tochterplatten waren 166 = 72,8% ♂♂ best. und 62 = 27,2% ♀♀ best. (siehe Tabelle 1 b).

Die Anzahl der Eier in den Eisäckchen beträgt pro Weibchen durchschnittlich 50; 25 Weibchen legen insgesamt etwa 1250 Eier ab. Da jedoch, wie nebenstehende Tabelle zeigt, im ungünstigsten Fall nur 2 — maximal 29 — einwandfreie Tochterplatten pro Gelege ausgezählt werden konnten, war es notwendig, zu prüfen, inwieweit der Prozentsatz der Weibchen bzw. Männchen dieser Stichproben von 247 (Tabelle 1 a) und 228 (Tabelle 1 b) mit dem wahren Prozentsatz der Weibchen bzw. Männchen eines dieser Stichproben zugrunde liegenden Kollektivs übereinstimmt. Da eine genaue Bestimmung der gesuchten wahren Werte

nicht möglich ist, wurden für die einzelnen Fälle jeweils 2 Mutungsbereiche angegeben, innerhalb derer diese beobachteten Werte mit einer Wahrscheinlichkeit von 95,5 bzw. 99,7% in der Grundgesamtheit liegen.

Durch Außenfaktoren ließ sich also das Verhalten der Heterochromosomen in der reduktionellen 1. Reifeteilung beeinflussen. Bei einer

Tabelle 1. *Häufigkeit der Metaphase II-Platten mit X- bzw. Y-Chromosomen*

a) bei 18° C			b) bei 23° C und UV-Bestrahlung von 5 min		
Gelege Nr.	Eikern mit X	Eikern mit Y	Gelege Nr.	Eikern mit X	Eikern mit Y
1	10	15	1	15	7
2	3	3	2	13	5
3	5	7	3	6	1
4	1	2	4	4	3
5	2	6	5	9	1
6	11	9	6	8	1
7	3	3	7	6	2
8	2	3	8	8	4
9	6	8	9	2	0
10	2	5	10	2	0
11	5	9	11	8	4
12	1	1	12	2	0
13	7	7	13	13	6
14	6	7	14	3	1
15	4	4	15	3	0
16	6	2	16	4	0
17	7	9	17	2	0
18	2	5	18	5	11
19	3	3	19	8	4
20	2	1	20	8	0
21	8	8	21	4	0
22	2	2	22	21	8
23	6	6	23	4	0
24	3	8	24	2	1
25	3	4	25	6	3
Gesamt	110	137		166	62
%	44,5	55,5		72,8	27,2

¹ Für die UV-Bestrahlung wurde eine Osram-Ultravitaluxlampe benutzt mit einer Gesamtbestrahlungsstärke von 4% für UV, 9% für den sichtbaren Bereich und 87% für UR. Die Lampe stand senkrecht über den zu bestrahlenden Tieren, der Abstand Lampenkuppe — Objekt betrug 26,5 cm, wobei ich mich nach der Versuchsanordnung von METZLER (1957) richtete.

Temperatur von 18° C gelangten nur wenig mehr Y als X in die Oocyten II, so daß ein primäres Geschlechtsverhältnis von etwa 1:1 zustande kam. Bei einer Temperatur von 23° C und gleichzeitiger UV-Bestrahlung dagegen wurde in $\frac{3}{4}$ aller Fälle das Y-Chromosom in den ersten Richtungskörper abgegeben. Nach Aufzucht der Nachkommen der so behandelten

Tabelle 2. Beobachtete Prozentwerte der ♀♀ und die zugehörigen Mutungsbereiche¹

Versuch bei		18° C	23° C und UV
Beobachtet		55,5 %	27,2 %
Mutungs- bereich	P=0,955	49,1—61,7	21,9—33,5
	P=0,997	46,0—64,7	19,3—36,9

¹ Nach den Tabellen für Mutungsgrenzen von H. v. SCHELLING.

unter denselben Bedingungen *M. viridis* zur Eiablage kommen und erhielt in der Tochtergeneration ein Geschlechtsverhältnis von

46,2% ♂♂ : 53,8% ♀♀ bei 18° C

84,7% ♂♂ : 15,3% ♀♀ bei 23° C und 5 min UV-Bestrahlung.

Mit diesen Daten stimmen die cytologischen Ergebnisse überein, die Geschlechtsbestimmung von *M. viridis* beruht also auf einer gerichteten Verteilung der X- und Y-Chromosomen.

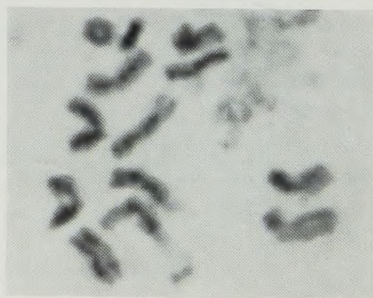


Abb. 4 a u. b. *Megacyclops viridis*, Metaphasen I aus zwei Spermatocyten

In der Spermatogenese sind gut übersehbare Reifeteilungsstadien, die denen der weiblichen Meiose in ihrer Klarheit gleichen, außerordentlich selten. Einwandfreie Metaphaseplatten I zeigen 6 annähernd gleichgroße Bivalente, unter denen das X-Y-Bivalent nicht zu identifizieren ist (Abb. 4).

Da die Oogenese von *M. viridis* schon wiederholt untersucht worden ist (HÄCKER 1902, BRAUN 1909, MATSCHECK 1910, HEBERER 1924, STELLA 1931) und man bisher keinerlei Anzeichen eines Heterochromosomenpaares gefunden hatte, lag die Frage nahe, ob ein Chromo-

Weibchen müßte bei 18° ein schwaches Überwiegen der Weibchen, bei 23° und UV dagegen ein starker Männchenüberschuß zu beobachten sein. Daß dies tatsächlich der Fall ist, zeigen die Versuche von METZLER (1957); sie ließ

somendimorphismus innerhalb der gleichen Art vorliegt und ob die hier beschriebene Heteromorphie von X und Y auf die hiesige Gegend beschränkt sei. Es wurde deshalb *M. viridis* aus Bonn und der Umgebung von Krefeld cytologisch untersucht; dabei stellte es sich heraus, daß die in Westdeutschland vorkommenden Individuen auch in bezug auf ihre chromosomale Beschaffenheit der Münchner Population



Abb. 5a u. b. *Megacyclops viridis*, Prometaphase eines Eies im Ovidukt kurz vor der Ablage. Photo und Zeichnung

gleichen (Abb. 5). Auch sie besitzen im weiblichen Geschlecht neben den 5 Autosomenpaaren ein ungleiches Paar von Heterochromosomen. *Megacyclops viridis* mit einem Chromosomensatz von $10+XY$ scheint daher weitverbreitet zu sein. Das Vorkommen andersartiger Lokalformen in verschiedenen Gegenden wird damit allerdings nicht ausgeschlossen.

2. *Acanthocyclops robustus* Sars

Diese Art, welche dem weiter unten aufgeführten *Acanthocyclops vernalis* sehr ähnlich ist und von manchen Autoren nur als eine Varietät oder Form von diesem angesehen wird, wurde hier zum ersten Male cytologisch untersucht. Im Gegensatz zu *A. vernalis* besitzt er in beiden Geschlechtern im diploiden Satz 6 Chromosomen. Diese geringe Chromosomenzahl war bisher unter den Cyclopiden nur von *Metacyclops gracilis* bekannt.

Kurz vor der Eiablage, während der Distanzpaarung der Homologen in den Eikernen, sind die Chromosomen wie die von *Megacyclops viridis* stäbchenförmig jedoch weit aus schlanker als jene (Abb. 6). Unter den 3 Homologenpaaren lassen sich keine morphologisch differenzierten Geschlechtschromosomen erkennen; die jeweiligen Partner des einen längeren und der beiden kürzeren Bivalenten scheinen völlig identisch.

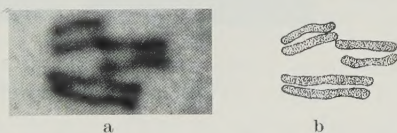


Abb. 6a u. b. *Acanthocyclops robustus*, Prometaphase eines Eies im Ovidukt kurz vor der Ablage. Photo und Zeichnung

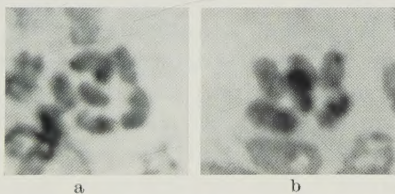


Abb. 7a u. b. *Acanthocyclops robustus*, Metaphasen I aus zwei Spermatocyten

Art und zeitlicher Ablauf der Reifeteilungen gleichen vollkommen denen von *M. viridis*. Während der Eiablage behalten die Homologen ihre Parallelstellung in den Eikernen bei und ordnen sich etwa 2 min später unter stärkeren Kontraktionen in die Metaphase-I-Spindeln ein. Weder in der folgenden Anaphase I, etwa 8 min nach der Ablage, noch während der Anaphase II (20 min nach Bildung der Eisäckchen) gibt sich ein Chromosomenpaar durch ein gegenüber den Autosomen abweichendes Verhalten als Geschlechtschromosomenpaar zu erkennen.

Bei den Untersuchungen der Spermatogenese wurde niemals das Stadium der Parallellagerung der Homologen während der Prometaphase I gefunden. Es ist jedoch möglich, daß durch die Quetschtechnik die beiden Chromosomensätze auseinandergepreßt wurden. Aus einwandfreien Metaphase-I-Platten ließen sich die Homologen zu Bivalenten ordnen, wobei jedoch auch hier wie beim Weibchen kein Heterochromosomenpaar erkennbar war (Abb. 7).

3. *Acanthocyclus vernalis* FISCHER

Die diploide Chromosomenzahl von *A. vernalis* beträgt in beiden Geschlechtern 10. Die Prometaphasechromosomen des Weibchens sind

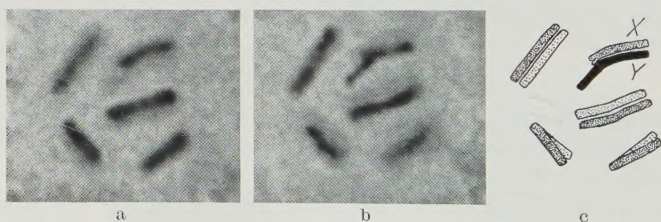


Abb. 8a—c. *Acanthocyclus vernalis*, Prometaphase eines Eies im Ovidukt kurz vor der Ablage. a, b Platte in zwei Einstellungen, c Zeichnung

ebenfalls stäbchenförmig, jedoch auch hier sehr viel schlanker als die von *Megacyclus viridis*. Während der Distanzkonjugation der Chromosomen in den ablagebereiten Eiern der Ovidukte sind unter den 5 Bivalenten 4 Autosomenpaare, deren Homologen einander völlig gleichen, und 1 Heterochromosomenpaar zu finden (Abb. 8). Letzteres besteht aus einem kürzeren X- und dem merklich längeren, oft abgewinkelten Y-Chromosom. Von den 4 Autosomenpaaren sind zwei deutlich länger als die beiden anderen, wobei das X-Chromosom in seiner Länge den kürzeren, das Y-Chromosom den beiden längeren Bivalenten gleicht.

Nach der ersten Reifeteilung, während der entweder das Y- oder das X-Chromosom in den ersten Richtungkörper abgewandert ist, befinden sich in den Eisäckchen wiederum zwei Sorten von weiblichen

Chromosomenbeständen, die auch hier besonders gut zur Zeit der Metaphase II (etwa 13 min nach Eiablage) miteinander verglichen werden können. Die weibchenbestimmenden Platten (Abb. 9a) besitzen: 3 längere + 2 kürzere Chromosomen, d. h.

$2A + Y + 2A.$

Die männchenbestimmenden Chromosomenbestände (Abb. 9b) enthalten:

2 längere + 3 kürzere Chromosomen, d. h.

$2A + 2A + X.$

Die Oogenese von *Acanthocyclops vernalis* wurde ebenfalls schon von BRAUN und von MATSCHKÉ untersucht; BRAUN berichtet auch in diesem Fall nichts von einem inäqualen Chromosomenpaar; er stellte jedoch gleichfalls 5 Bivalente fest, „wobei eine der 5 Ditetraden sich durch besondere Größe auszeichnete“. Allerdings untersuchte BRAUN den Chromosomenbestand von *A. vernalis* kurz nach der Eiablage, d. h. während der Metaphase I, zu einer Zeit, wo ein Längenunterschied zwischen den Geschlechtschromosomen nur noch sehr schwer zu erkennen ist. MATSCHKÉ dagegen fand in einem Material aus Württemberg Individuen mit $2n = 10$ und solche mit $2n = 10 + 2$ Mikrochromosomen. Leider gibt MATSCHKÉ nicht an, ob beide Formen nebeneinander oder an getrennten Orten vorkamen.

In der Spermatogenese lassen sich zwischen den Homologen der 5 Bivalente keinerlei Unterschiede finden. Während der Metaphase I liegen in den Spermatocyten I. Ordnung 2 längere und 3 kürzere Chromosomenpaare (Abb. 10); zu den letzteren gehört das X-Chromosomenpaar.

4. *Macrocyclus fuscus* JURINE

Die diploide Chromosomenzahl von *M. fuscus* beträgt sowohl im weiblichen als auch im männlichen Geschlecht 14. Sämtliche Elemente sind mediokinetisch (Abb. 11b). Die 7 Ditetraden sind entweder kreisförmig angeordnet (Abb. 11a), oder 6 Bivalente liegen um ein

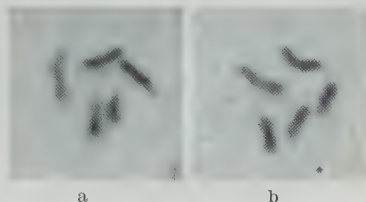


Abb. 9a u. b. *Acanthocyclops vernalis*, Metaphasen II. a aus einer weibchenbestimmenden 2. Oocyte. b aus einer männchenbestimmenden 2. Oocyte

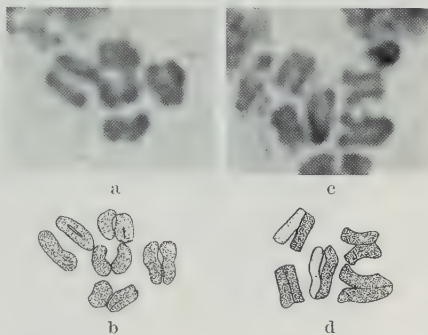


Abb. 10a—d. *Acanthocyclops vernalis*, Metaphase I von zwei Spermatocyten. a, b Photo und Zeichnung von einer, c, d dasselbe von einer anderen Zelle

zentrales 7. Bivalent. Zwischen den Homologen eines jeden Chromosomenpaares ist zu dieser Zeit kein Unterschied zu erkennen.

Auch in der Spermatogenese konnte unter den 14 Chromosomen kein strukturell differenziertes Geschlechtschromosomenpaar festgestellt

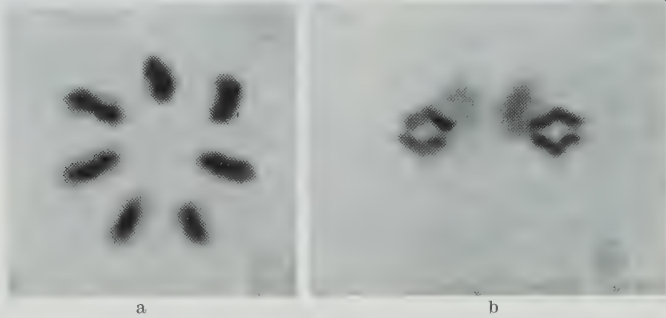


Abb. 11a u. b. *Macrocylops fuscus*, Prometaphase zweier Eier im Ovidukt kurz vor der Ablage. a Polansicht, b Seitenansicht

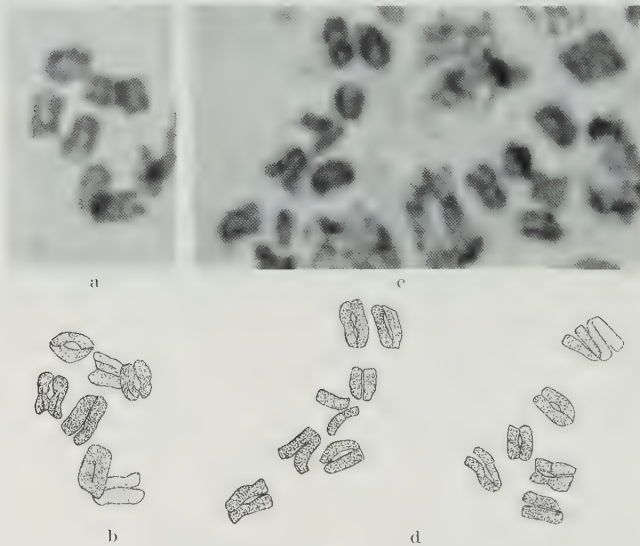


Abb. 12a—d. *Macrocylops fuscus*, Metaphase I von drei Spermatocyten. a, b Photo und Zeichnung von einer Zelle, c, d dasselbe von 2 anderen Zellen

werden. Während der Metaphase I der Spermatocyten entsprachen sich die homologen Partner der 7 Bivalente, soweit die nicht sehr günstigen cytologischen Verhältnisse diese Aussage zulassen, völlig (Abb. 12).

5. *Eucyclops serrulatus* FISCHER

E. serrulatus weist im weiblichen Geschlecht $2n = 13$ Chromosomen auf, ist also heterogametisch. Während der Distanzpaarung der Chromosomen in den Eikernen kurz vor der Eiablage findet sich neben den

6 Bivalenten stets ein kleineres unpaares Element (Abb. 13). Zu dieser Zeit ähneln die Chromosomen in ihrer Gestalt sehr denen von *Macrocylops fuscus*. Auch sie erscheinen gedrunken und hantelförmig und die Homologen eines jeden Bivalents liegen einander zugekrümmt.

Während der ersten Reifeteilung wird das univalente X reduktionell verteilt. Die haploiden Chromosomensätze sind auch in diesem Falle während der Metaphase II etwa 15 min nach der

Eiablage gut miteinander zu vergleichen. In den Eisäckchen befinden sich nun die weibchenbestimmenden Oocyten II mit nur 6 Autosomen (Abb. 14a, b) und die männchenbestimmenden mit 6 Autosomen und



Abb. 13a u. b. *Eucyclops serrulatus*, Prometaphasen I von zwei Oocyten kurz vor der Ablage

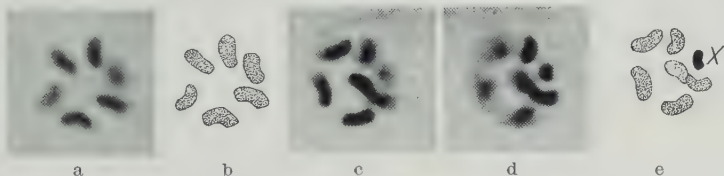


Abb. 14a—e. *Eucyclops serrulatus*, Metaphasen II. a, b aus einer weibchenbestimmenden 2. Oocyte. c—e aus einer männchenbestimmenden 2. Oocyte, c, d dieselbe Platte in zwei Einstellungen. b, e Zeichnungen zu den Photos a, bzw. c, d

dem kleineren X-Chromosom, das in seiner Größe dem Univalent der Metaphase entspricht (Abb. 14c—e).

Die Untersuchung der Spermatogenese und eine Auszählung der Chromosomen in der Metaphase I ergab stets eine Diploidzahl von 14 (Abb. 15). In einigen Fällen war unter ihnen ein kleineres Chromosomenpaar zu erkennen, welches als das X-Chromosomenpaar angesehen wurde. Die haploiden Spermatocyten II besaßen stets 7 Chromosomen.

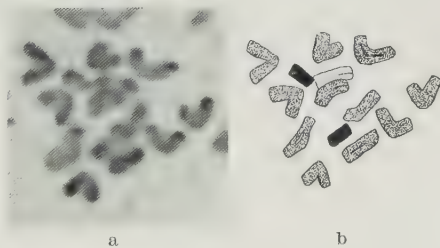


Abb. 15a u. b. *Eucyclops serrulatus*, Metaphase I einer Spermatocyte. a Photo, b Zeichnung

Schon BRAUN befaßte sich mit der Cytologie der Oogenese von *Eucyclops serrulatus*,

wobei er $2n = 12 + 2$ Mikrochromosomen angab. Seinen Angaben nach zu schließen wurden diese „Mikrochromosomen“, die noch in der Prophase der Meiose ein Univalent bildeten, in der zweiten Reifeteilung

reduktionell verteilt. Bei den von mir untersuchten Individuen dagegen bedeutete für das X-Chromosom stets die erste Reifeteilung die Reduktionsteilung.

IV. Diskussion

Die hier mitgeteilten Befunde umfassen 3 Fälle struktureller weiblicher Heterogametie. Zu dem einzigen sicheren Fall eines X-O-Mechanismus bei *Ectocyclops strenzkei* (2 n ♀=11) (BEERMANN 1954) und den nach früheren Angaben vermutlich gleichen Fällen bei *Macrocylops distinctus* (2 n ♀=11), *Eucyclops prasinus* (2 n ♀=13), *Paracyclops affinis* (2 n ♀=13) und *Ectocyclops phaleratus* (2 n ♀=13) (vgl. BRAUN) ist *Eucyclops serrulatus* hinzugekommen. Diese Arten gehören sämtlich zur Unterfamilie der *Eucyclopinae*.

In der Unterfamilie der *Cyclopinae* dagegen wurden bei *Megacyclops viridis* und *Acanthocyclops vernalis* die ersten Fälle eines Geschlechtschromosomenmechanismus festgestellt und diese sind vom X-Y-Typus bei ebenfalls weiblicher Heterogametie.

Es könnte der Einwand erhoben werden, daß es sich bei den beschriebenen X-Y-Fällen um eine Heteromorphie eines autosomalen Chromosomenpaares handelt in der Art, wie sie von S. BEERMANN (1959) bei *Cyclops strenuus* festgestellt ist, die auf Unterschieden im Heterochromatinbesitz sonst homologer Chromosomen besteht und während der Diminutionsteilung durch Abstoßen des Diminutionschromatins verlorengeht. Doch hat S. BEERMANN für *M. viridis* ausdrücklich das Fehlen von Diminutionserscheinungen angegeben. Außerdem wäre es nicht ohne weiteres verständlich, daß sich die Heteromorphie nur auf ein Chromosomenpaar beschränkt und daß dieses nur im weiblichen Geschlecht auftritt. Schließlich ist die Parallele zwischen den hier berichteten Ergebnissen an *M. viridis* über die Verschiebung der Häufigkeit der Oocyten II mit längerem und kürzerem heteromorphen Chromosomen (also Y und X) und denen von METZLER über die Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses unter veränderten Außenbedingungen nicht anders zu deuten, als daß das heteromorphe Chromosomenpaar der Weibchen wirklich X und Y darstellt. Daß es sich schließlich nicht um eine lokale Ausprägungsweise des X-Y-Paares handelt, zeigen die gleichartigen Befunde an Material aus zwei weit auseinanderliegenden Gegenden.

Neben Arten mit einem cytologisch erkennbaren Geschlechtschromosomenmechanismus, der also als X-O-Typus für die Eucyclopinen, als X-Y-Typus für die Cyclopinen nachgewiesen ist, finden sich in beiden Unterfamilien auch Arten, bei denen sich mikroskopisch kein strukturverschiedenes Chromosomenpaar feststellen läßt; von den hier beschriebenen Arten sind das unter den Eucyclopinen *Macrocylops fuscus* und

unter den Cyclopinen *Acanthocyclops robustus*. Nach früheren Angaben von BRAUN und MATSCHKÉ können auch noch weitere Arten beider Subfamilien in diese Gruppe gestellt werden. Die Differenzierungshöhe der Geschlechtschromosomenmechanismen ist also bei den Copepoden noch nicht sehr weit fortgeschritten. Es ist nicht einmal sicher, daß bei den Arten ohne erkennbare Geschlechtschromosomen immer genotypische Geschlechtsbestimmung vorliegt und so ein physiologisches Geschlechtschromosomenpaar vorhanden ist. Denn nach den Arbeiten von TAKEDA und von EGAMI an *Tigriopus japonicus* scheint die Möglichkeit zu bestehen, daß bei manchen Arten auch nur modifikatorische Geschlechtsbestimmung erfolgt. Zur Klärung dieser Frage sind weitere Untersuchungen an Vertretern der verschiedenen systematischen Gruppen der Copepoden notwendig.

Zusammenfassung

1. Die genotypische Geschlechtsbestimmung von *Megacyclops viridis* JURINE ist gekennzeichnet durch weibliche Heterogamietie vom X-Y-Typ. Das Weibchen besitzt $2n = 10 + XY$, das Männchen $2n = 10 + XX$. Es gelang eine experimentelle Beeinflussung der geschlechtsbestimmenden Reifeteilung.

2. *Acanthocyclops robustus* SARS hat in beiden Geschlechtern eine diploide Chromosomenzahl von 6 ohne strukturell differenzierte Geschlechtschromosomen.

3. *Acanthocyclops vernalis* FISCHER ist im Weibchen digametisch mit $2n = 8 + XY$; das Männchen besitzt $2n = 8$ Autosomen und 2 X-Chromosomen.

4. Die Diploidzahl der Chromosomen von *Macrocyclus fuscus* JURINE beträgt in beiden Geschlechtern 14 ohne cytologisch unterscheidbare Geschlechtschromosomen.

5. *Eucyclops serrulatus* FISCHER ist im weiblichen Geschlecht heterogametisch mit $2n = 12 + 1$ X-Chromosom, das Männchen besitzt $2n = 12 + XX$ -Chromosomen.

Literatur

- AMMA, K.: Über die Differenzierung der Keimbahnzellen bei den Copepoden. Arch. Zellforsch. **6**, 497—576 (1911).
 BEERMANN, S.: Chromatin-Diminution bei Copepoden. Chromosoma (Berl.) **10**, 504—514 (1959).
 BEERMANN, W.: Weibliche Heterogamietie bei Copepoden. Chromosoma (Berl.) **6**, 381—390 (1954).
 BRAUN, H.: Die spezifischen Chromosomenzahlen der einheimischen Arten der Gattung *Cyclops*. Arch. Zellforsch. **3**, 449—482 (1909).
 EGAMI, N.: A note of the sex-differentiation of the marine copepod *Tigriopus japonicus*. Annot. zool. jap. **24**, 131—136 (1951).

- HÄCKER, V.: Über das Schicksal der elterlichen und großelterlichen Kernanteile. Jena. Z. Naturwiss. **37**, 297—398 (1902).
- HEBERER, B.: Die Spermatogenese der Copepoden. I. u. II. Z. Zool. **123**, 555—642 (1924); **142**, 191—253 (1932).
- MATSCHEK, H.: Über Eireife und Eiablage bei Copepoden. Arch. Zellforsch. **5**, 37—111 (1910).
- METZLER, S.: Über die Beeinflußbarkeit des Geschlechtsverhältnisses von *Cyclops viridis* JUR. durch Außenfaktoren. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **67**, 81—116 (1957).
- STELLA, E.: Die Cytologie der Geschlechtszellen einiger Cyclopiden mit Bezug auf ihre systematische Stellung. Intern. Rev. Hydrobiol. **26**, 112—142 (1931).
- TAKEDA, N.: Experimental studies on the effect of external agencies on the sexuality of a marine copepod. Physiol. Zool. **23**, 288—301 (1950).

Dr. MARIA ELISABETH RÜSCH,
Großhesselohe b. München, Pullacher Str. 12

Lebenslauf

Am 17. 11. 1929 wurde ich, Maria-Elisabeth Rüsç, als Tochter des Chemikers Dr. Roland Rüsç und dessen Ehefrau Gertrud, geb. Ehl, in Mannheim geboren. 1930 übersiedelten meine Eltern nach Frankfurt a. M. und 1931 von dort nach Opladen/Rhld. Von Ostern 1937 bis Sommer 1940 ging ich daselbst in die evgl. Volksschule. Die 4. Volksschulklasse beendete ich in Königsfeld/Schwarzw. und trat am gleichen Ort 1941 in die private Oberschule für Mädchen ein. Im Sommer 1944 kehrte ich nach Opladen zurück und besuchte dort bis zur Reifeprüfung im Februar 1951 das neu-sprachliche Mädchengymnasium. Nach einem Jahr Landfrauenschule in Wittgenstein/Westf. begann ich mein Biologiestudium mit dem Hauptfach Zoologie und den Nebenfächern Botanik und Chemie an der Universität Köln. Im Sommersemester 1954 war ich an der Universität Wien immatrikulierte und setzte im Wintersemester 1954/55 mein Studium an der Universität München fort, wo ich im Frühjahr 1956 im Zoologischen Institut unter der Leitung von Frau Privatdozentin Dr. M. von Dehn mit meiner Dissertation begann.

